Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 521, nov.-déc. 1978
Botanique 35 : 39-58.

Les stations à *Lophira lanceolata* dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey)

par Guilhan PARADIS, Simone DE SOUZA et Paul HOUNGNON *

Résumé. — Sur les sables jaunes, datés de l'Holocène récent (3000 BP environ), les stations à *Lophira lanceolata* sont envahies par des boqueteaux composés d'espèces zoochores, qui conduiraient en l'absence du feu, à la forêt dense semi-décidue. Mais le feu maintient les *Lophira*.

Sur les plateaux de terre de barre, les stations à *Lophira* paraissent incluses dans la forêt dense semi-décidue dont subsistent des îlots proches des dépressions. Là, ces savanes à *Lophira* sont interprétées comme des témoins de forêt claire et la mosaïque forêt-savane (ou plus exactement forêts denses-forêts claires) est considérée sur terre de barre comme antérieure à l'action humaine.

Abstract. — *The stations with* Lophira lanceolata *in the mosaic forest-savanna of south Benin (former south Dahomey).* — On the yellow sands, dating from the recent Holocene (circa 3000 BP), the stations with *Lophira lanceolata* are invaded by thickets composed of zoochoric species which, in the absence of fire, would conduce to the closed semi-deciduous forest. But the fire maintains the *Lophira*.

On the Terre de Barre plateaux, the stations with *Lophira* seem included in the semi-deciduous forest, of which only a few patches remain near the hollows. On these plateaux, the savannas with *Lophira* are interpreted as some evidence of woodlands and the mosaic forest-savanna (or more exactly closed forests-woodlands) is considered to be anterior to human activity.

Dès 1937, AUBRÉVILLE signale des savanes littorales à *Lophira* sur les sables jaunes des environs de Cotonou. ADJANOHOUN (1968) note qu'elles sont parsemées de bosquets riches en *Elaeis*. MONDJANNAGNI (1969) indique que ces bosquets sont mixtes avec des herbacées forestières et des arbustes de savanes (*Fagara zanthoxyloides, Dicrostachys glomerata, Vitex doniana*) [1] et il relève deux Graminées caractérisant une nappe phréatique proche (*Anadelphia arrecta, Schizachyrium sanguineum*) et une caractéristique des sols drainés (*Ctenium canescens*).

Pour ces trois auteurs, la formation géologique appelée terre de barre, qui forme des plateaux au nord des sables jaunes, était jadis couverte d'une forêt dense semi-décidue (bien qu'en certaines pages MONDJANNAGNI suggère la possibilité de savanes incluses à *Borassus* dans la partie nord du plateau d'Allada), que l'homme a transformée en palmeraie (plateau de Porto-Novo) et a abondamment cultivée partout.

* G. PARADIS : *École Normale Supérieure. B.P. 8010 Abidjan, Côte d'Ivoire.*
S. DE SOUZA et P. HOUNGNON : *Laboratoire de Botanique, Université nationale du Bénin, B.P. 526 Cotonou, République Populaire du Bénin.*

1. Les espèces sont dénommées d'après HUTCHINSON *et al.* (1954-1972) et HALLÉ (1962) pour les Hippocratéacées.

Nos recherches sur la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin [1] ont repris ces travaux de trois points de vue : inventaire floristique détaillé, localisation géographique des différentes formations végétales et dynamisme de la végétation. En particulier, on a étudié plus en détail la zone classée de Pahou-Ahozon située sur sables jaunes, et sur la terre de barre quelques stations à *Lophira lanceolata* et autres espèces de savane, paraissant originellement incluses dans la forêt dense semi-décidue, ont été trouvées (fig. 1 B).

Une première partie décrit les savanes à *Lophira* sur sables jaunes et leur contact avec les autres formations végétales (bosquets, forêt périodiquement inondée). Une deuxième partie étudie la végétation (îlots de forêt dense semi-décidue, fourré, savane à *Lophira*) du sud du plateau de terre de barre d'Allada. En conclusion, on discute l'hypothèse paléoclimatique de la mise en place des *Lophira lanceolata* sur le littoral béninois.

I. Les formations à *Lophira lanceolata* sur sables jaunes

A. — Substrat

Les sables jaunes d'orientation est-ouest, au sud de la terre de barre, sont d'origine contestée : marine (anciens cordons littoraux pour Guilcher, 1959), continentale (déposés lors de la régression ogolienne pour Germain, 1975, et Tastet, 1975). Une datation de 700 av. J.-C. [2] pour un charbon situé à 1 m de la surface et l'abondance de débris de poteries dans les 70 cm supérieurs (Volkoff, 1965) semblent montrer que le sommet de ces sables s'est mis en place récemment (Paradis, 1977), ce dont il faudra tenir compte pour discuter l'hypothèse de l'origine paléoclimatique des *Lophira* littoraux.

L'épaisseur des sables au-dessus de la nappe phréatique de fin de saison sèche est de 5 m à Cocotomey. Leur altitude s'abaisse du nord au sud : aussi, suivant la topographie, ils sont considérés (Volkoff, 1976) comme sols ferrugineux lessivés (parties hautes) et comme sols hydromorphes à pseudo-gley ou à gley (parties basses).

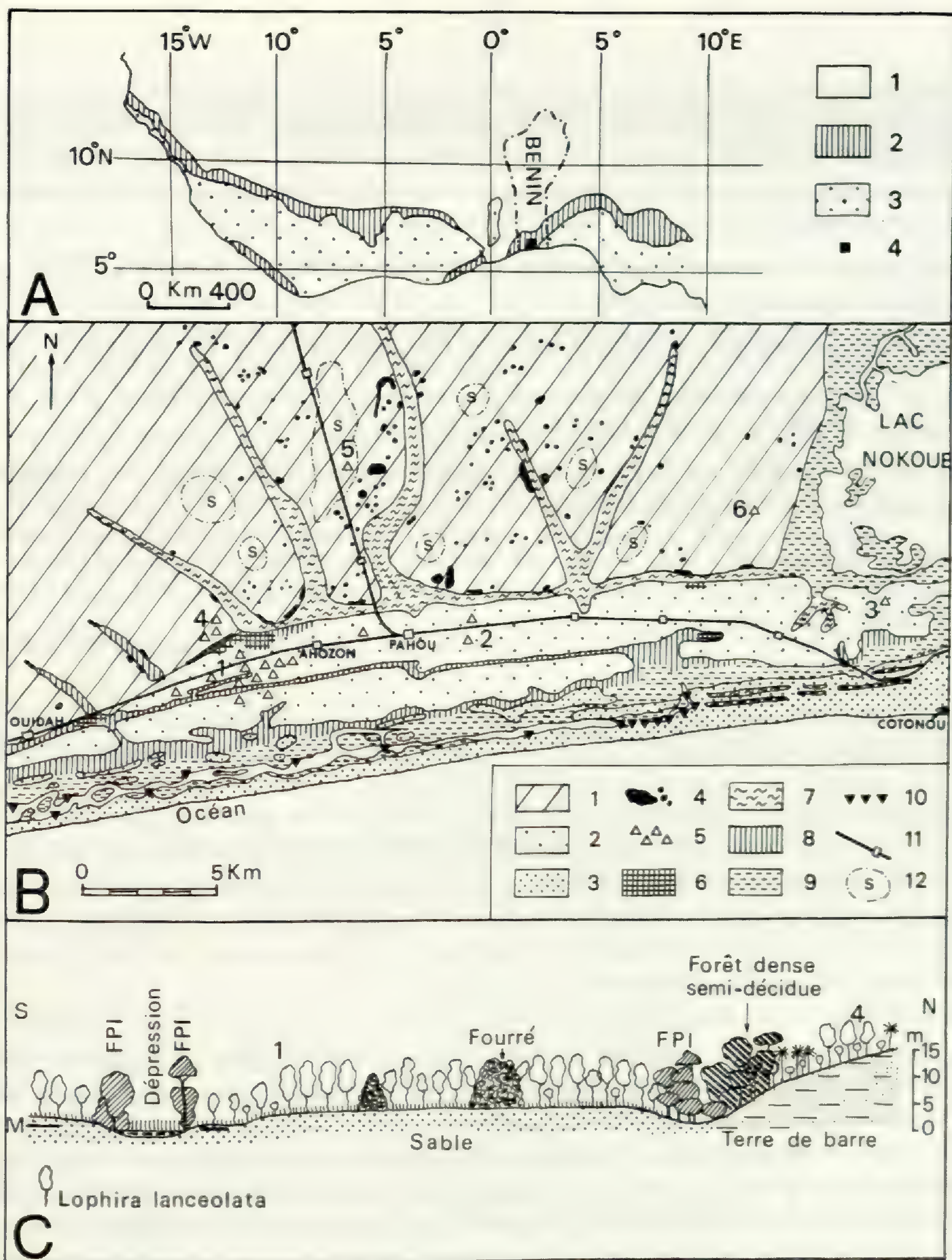
L'abaissement de pluviométrie d'est en ouest (1 370 mm à Cotonou, 1 150 mm à Ouidah) a moins d'importance écologique dans ce substrat sableux que la topographie qui conditionne la hauteur de la nappe phréatique. Celle-ci atteint sa hauteur maxima en octobre et novembre : alors, certaines années très pluvieuses, la dépression à sol argileux au sud de Pahou-Ahozon (dépression Outobo) est pleine d'eau, tandis que le sable jaune est saturé. C'est à cette période que les Graminées atteignent leur plein développement.

B. — Localisation des *Lophira*

Ce n'est que dans la réserve forestière d'Ahozon que subsistent environ deux cents hectares de *Lophira* peu abîmés (1 de la fig. 1 B, et fig. 2). Ailleurs, on ne rencontre que quelques arbres de plus de 10 m ou le plus souvent des repousses inférieures à 1 m. Ils ont

1. Deux notes ont été précédemment publiées sur la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin : Paradis (1975*b*) et Paradis & Houngnon (1977).

2. Datation de 2674 ± 120 BP (DaK-199), effectuée sous la direction de M. le Pr. C. A. Diop (Laboratoire du Radiocarbone, IFAN-Dakar), que nous remercions très vivement.



G. 1. — A : Localisation de l'aire étudiée dans les zones de végétation de l'Afrique occidentale. 1, zone des savanes ; 2, zone de la mosaïque forêt-savane ; 3, zone de la forêt dense ombrophile ; 4, aire étudiée au Bénin.

B : Carte schématique de la végétation du Sud-Bénin avec la localisation des stations à *Lophira lanceolata*. 1, végétation dégradée sur terre de barre (palmeraies, champs, jachères) ; 2, végétation dégradée sur sable jaune ; 3, végétation sur sable blanc et gris du cordon littoral ; 4, îlots de forêt dense semi-décidue ; 5, stations à *Lophira* (numérotées de 1 à 6) ; 6, forêt périodiquement inondée (à *Symphonia globulifera* et *Chrysobalanus ellipticus*) ; 7, végétation marécageuse d'eau douce (forêts, végétation à forbes dominée par *Cyclosorus striatus*) ; 8, prairie moyenne périodiquement inondée (à *Fuirena umbellata* dominant) ; 9, prairie moyenne à *Paspalum vaginatum* (milieu saumâtre) ; 10, mangrove à *Rhizophora* et *Avicennia* ; 11, voie ferrée ; 12, savane apparemment incluse.

C : Coupe nord-sud de 4 à 1 de la figure B. FPI, forêt périodiquement inondée ; M, niveau maximum de la nappe phréatique dans les sables. Les *Lophira* sont envahis par les bosquets du fourré et la forêt périodiquement inondée.

été détruits lors des plantations de cocotiers et les mises en culture de maïs et de manioc. Ces repousses se voient à :

— Kouhounou, près de Cotonou, de part et d'autre de la route (à l'emplacement du stade, il y en avait beaucoup : 3 de la fig. 1 B) ;

— Djakotokoué-Bazoupa (une dizaine de grands arbres au sud de la route et nombreuses repousses dans les champs) ;

— Pahou (quelques arbres ; nombreuses repousses : 2 de la fig. 1 B) ;

— au sud de la dépression Outobo, où il y a çà et là, depuis Pahou jusqu'à Nazalakodji, de petits peuplements de *Lophira* ;

— au sud de Ouidah, en bordure de la route menant à la lagune, où quelques pieds ont été signalés par Mondjannagni (1969).

Il paraît vraisemblable que toutes les parties hautes du sable jaune furent, jadis, occupées par des *Lophira*. C'est la dégradation par l'homme qui est responsable de la disjonction actuelle des stations.

C. — Étude de la réserve d'Ahozon

La réserve d'Ahozon comprend une forêt claire et des savanes à *Lophira* dans lesquelles se trouvent des boqueteaux. En bordure des dépressions, elles entrent en contact avec des forêts périodiquement inondées.

1. **La forêt claire et les savanes à** *Lophira*

Là où la coupe pour le charbon de bois n'est pas intervenue, les *Lophira* forment un peuplement monospécifique. Les arbres sont très rapprochés (espacement moyen de 2,20 m pour 97 arbres d'un endroit pris au hasard, ce qui correspond à une vingtaine de pieds par 25 m²) et il y a de nombreuses repousses à partir des racines (16 sur un carré de 25 m²). Leur hauteur va de 6 à 10 m et l'on n'observe que quelques grands individus de plus de 15 m, dont les troncs ne se ramifient qu'au-delà de 6 m, la plupart des pieds se subdivisant en effet dès 70 cm (et le feuillage se localisant de 1,3 à 8 m en moyenne). Le recouvrement est d'environ 30 %, et beaucoup de lumière passe à travers le feuillage car les feuilles sont situées à l'extrémité des rameaux. La mesure des diamètres à hauteur de poitrine indique une bonne régénération (fig. 3 A et B).

Il s'agit donc, en employant la terminologie de Descoings (1974), d'une formation simple (unistrate), arbustive haute avec quelques arbres bas (4-10 m), claire et serrée.

Les herbes, bien développées en octobre, montrent alors :

— une strate haute de 1,2 m dominée par les Graminées *Ctenium canescens* et *C. newtoni*, qui fleurissent à partir de septembre et où se mêlent *Setaria pallide-fuscae* et *Schizachyrium sanguineum*, qui fleurissent dès mai.

— une strate basse (jusqu'à 50 cm) à Cypéracées (*Bulbostylis aphyllantoides, Kyllinga erecta* var. *erecta, Cyperus margaritaceus* qui fleurit dès mai) avec en plus *Desmodium ramosissimum* et plus rares : *Borreria verticillata, B. scabra, Buchnera leptostachya, Eriosema glomerata, Eulophia gracilis, Hibiscus surratensis, Hygrophila abyssinica, Merremia tridentata* subsp. *angustifolia, Polycarpea linearifolia, Polygala arenaria, Schwenckia americana, Scoparia dulcis, Tacca leontopetaloides* (fleurs dès mai).

Une telle formation herbacée-ligneuse est une forêt claire. Durant la saison sèche, quelques pasteurs mettent le feu aux herbes. Des coupes pour le charbon de bois, des abattages d'arbres ont en beaucoup de points transformé cette formation en savane boisée ou arbustive. On a même planté des filaos (*Casuarina equisetifolia*) dans l'ouest de la réserve (fig. 2) mais sans succès, car la pluviométrie est trop faible et la nappe phréatique trop basse en saison sèche.

On doit noter enfin que dans les parties à *Lophira* coupés il y a quelques pieds de *Borassus aethiopum, Gardenia ternifolia, Parkia biglobosa* et *Vitex doniana.*

2. **Les boqueteaux** (fig. 1 C et fig. 2)

Parsemant les formations à *Lophira*, abondent des fourrés de 6 à 12 m de haut et de 10 à 100 m de diamètre. Leur flore est assez riche (tabl. I), les espèces les plus abondantes étant *Barteria nigritiana, Bridelia ferruginea, Dialium guineense* et *Fagara zanthoxyloides.* La majorité des espèces sont ornithochores et cheiroptérochores. Ainsi, autour ou au-dessous de grands *Vitex doniana* et de quelques *Lophira*, on voit de jeunes pieds d'*Annona, Anthocleita, Barteria, Bridelia, Byrsocarpus, Carissa, Cnestis, Chassalia, Fagara, Flacourtia, Parkia, Sorindeia, Uvaria, Vitex*, qui sont le résultat de l'apport de graines (endozoochorie surtout) par les chauves-souris et les oiseaux utilisant certains grands arbres comme perchoirs.

Les espèces les plus fréquentes d'oiseaux frugivores et granivores sont (déterminations d'après Mackworth-Praed & Grant, 1970) : Bucerotidae : *Tockus nasutus, T. semifasciatus* ; Capitonidae : *Lybius bidentatus* ; Columbidae : *Stigmatopelia senegalensis, Streptopelia semitorquata, Treron australis, Turtur afer* ; Musophagidae : *Crinifer piscator* ; Pycnonotidae : *Pycnonotus barbatus* ; Sturnidae : *Cinnyrinclus leucogaster* (de novembre à mars), *Lamprocolius purpureus, Lamprocolius splendidus* ; Turdidae : *Turdus libonyamus.*

Les chauve-souris, qu'il ne nous a malheureusement pas été possible de déterminer, ont le rôle essentiel dans la dispersion de nombreuses espèces et une étude du type de celle de Janzen *et al.* (1976) serait utile. Les singes et les civettes pour les fruits de *Bridelia* peuvent aussi jouer un rôle.

Le feu, s'il passe quand les plantules sont jeunes, va les éliminer ; mais, çà et là, les Graminées sous quelques grands *Vitex* ou *Lophira* pourront ne pas brûler et alors protéger les plantules. L'an d'après, les jeunes pieds pourront mieux résister au feu et un petit boqueteau sera formé. Dès que les espèces seront plus grandes, elles produiront plus de fruits et attireront davantage d'animaux qui, par endozoochorie, pourront amener des semences de nouvelles espèces et les phénomènes d'extension des boqueteaux et d'enrichissement de leur flore iront en s'accentuant. En de nombreux points on voit des *Lophira* « gênés »

Tableau I. — Espèces des boqueteaux de la réserve d'Ahozon. (Un point précède les espèces zoochores qui sont très nombreuses.)

1.Arbres de plus de 8 m :

Albizia adianthifolia
Albizia coriaria
Albizia ferruginea
Albizia zygia
•Anthocleista nobilis
•Antiaris africana
•Barteria nigritiana
•Bridelia ferruginea
•Dialium guineense
•Ekebergia senegalensis
•Elaeis guineensis
•Fagara zanthoxyloides
•Ficus capensis
•Ficus ovata
•Ficus leprieuri
•Lannea kerstingii
•Lannea nigritana var. nigritana
•Lecaniodiscus cupanioides
•Malacantha alnifolia
•Monodora myristica
•Morinda geminata
•Parinari robusta
•Parkia biglobosa
•Sterculia tragacantha
•Syzygium guineense var. littorale

2.Arbustes et lianes :

Les mêmes espèces qu'en 1, plus :
•Abrus precatorius
•Adenia lobata
•Adenia cissampeloides
•Agelaea obliqua
Alafia barteri
•Alchornea cordifolia
•Allophyllus africanus
•Annona senegalensis
•Aphania senegalensis
Baissea zygodioides
Baphia nitida
•Byrsocarpus coccineus
•Canthium setosum
•Canthium horizontale
•Canthium venosum
•Carissa edulis
•Carpolobia lutea
•Chassalia kolly
•Cissus aralioides
•Cissus glaucophylla
•Clerodendrum capitatum
•Cnestis ferruginea
Combretum racemosum
•Cordia senegalensis
•Cremaspora triflora
Cryptolepis sanguinolenta
Dalbergia rufa
Dalbergia setifera
•Dichapetalum guineense
•Dichrostachys glomerata
Dioscorea smilacifolia
•Diospyros tricolor
•Flabellaria paniculata
•Flagellaria guineensis
•Flacourtia flavescens
•Grewia carpinifolia
Holarrhena floribunda
Ipomoea mauritiana
Ipomoea ochracea
Landolphia owariensis
Leptoderris sp.
Lonchocarpus cyanescens
•Macrosphyra longistyla
Mallotus oppositifolius
•Maytenus ovatus
Milletia rhodantha
Milletia thonningii
•Nauclea latifolia
•Ochna membranacea
•Olax gambecola
•Olax subscorpioidea
•Opilia celtidifolia
•Ouratea reticulata
•Paullinia pinnata
•Pavetta corymbosa
•Phoenix reclinata
•Psidium guajava
•Psorospermum glaberrimum
•Psychotria calva
•Psychotria vogeliana
•Rauvolfia vomitoria
Reissantia indica
•Rhaphiostylis beninensis
•Ritchiea capparoides
•Rytigynia gracilipetiolata
•Sabicea venosa
•Salacia sp.
Secamone afzelii
•Smeathmannia laevigata
•Smilax kraussiana
•Sorindeia warneckei
Strophanthus sarmentosus
•Tetracera alnifolia
•Trema guineensis
•Trichoscypha albiflora
•Triclisia subcordata
Usteria guineensis
•Uvaria chamae
•Voacanga africana
•Xylopia parvifolia

3.Herbes sur le pourtour des boqueteaux :

Brachiaria deflexa
Calopogonium mucunoides
•Centhoteca lappacea
Centrosema pubescens
•Commelina diffusa var. diffusa
Diodia scandens
•Dolichos argenteus
•Gloriosa simplex
Indigofera pulchra
•Microdesmis puverula
Oldenlandia affinis
Oldenlandia linearis
•Pandiaka involucrata
Panicum baumanii
Panicum maximum
•Sansevieria liberica
•Tacca leontopetaloides
•Triumfetta rhomboidea

en lisière des bosquets : seule est vivante la partie de leur feuillage qui reçoit la lumière. Certains sont recouverts par *Dalbergia rufa*, *Cissus glaucophylla*, *Uvaria chamae*, *Landolphia* sp. D'ailleurs, d'autres arbres sont envahis : *Bridelia ferruginea*, *Parkia biglobosa*, *Vitex doniana*. Et on rencontre des troncs de *Lophira* pourris dans plusieurs boqueteaux. En s'étendant en superficie et en hauteur, ces boqueteaux se rejoignent et forment une forêt basse. Ils sont donc un stade de progression forestière dense sur les *Lophira*, ce qui confirme une fois de plus les observations et remarques d'Aubréville (1965, 1966) sur

l'importance des bosquets dans la reforestation. En Côte d'Ivoire, à Lamto, le rôle de la zoochorie a aussi été souligné (VUATTOUX, 1970).

Mais le feu inhibe l'extension des bosquets, surtout les années où la saison sèche a commencé tôt (comme en 1975-76). Il peut alors passer en feu de litière, en février, et abîmer beaucoup d'arbres et arbustes de la périphérie des bosquets. Il avantage les espèces à

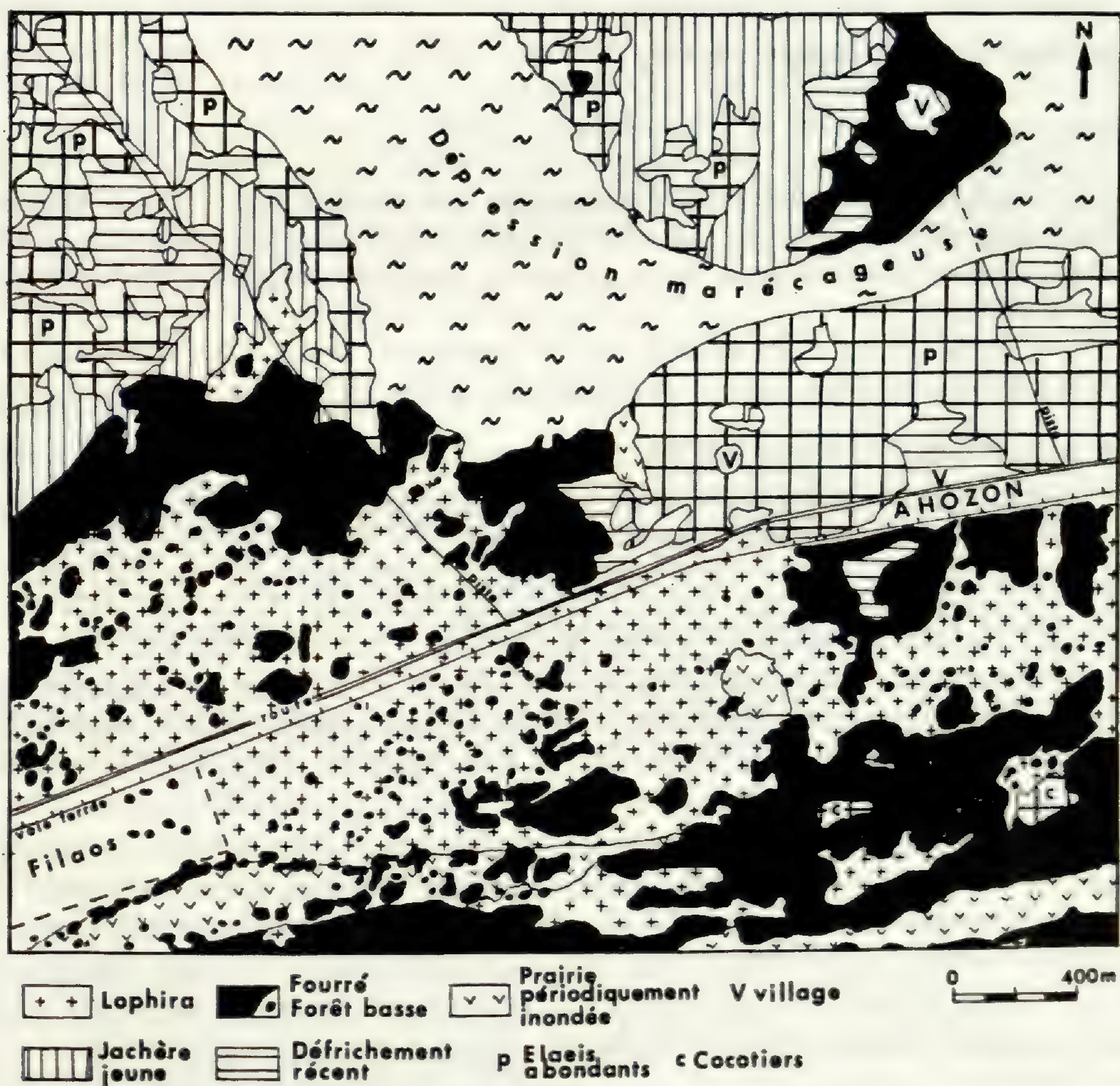


FIG. 2. — Carte schématique de la végétation des environs d'Ahozon. (D'après la photographie aérienne n° 160 de la Mission AOF 003-200, 54-55, IGN, Paris.) On remarque les nombreux bosquets dans les *Lophira*.

écorce épaisse : *Bridelia*, *Parkia* et surtout *Lophira*. Ceux-ci peuvent étaler leur feuillage dans tout l'espace en lisière des bosquets et, en outre, leurs fruits anémochores envahissent les aires brûlées proches d'un pied mère. D'autres végétaux (*Albizia* ssp., *Dalbergia* ssp.), bien que souffrant du feu, dispersent leurs gousses anémochores sur les zones incendiées et peuvent, peut-être dans quelques cas, donner un bosquet.

Remarque : Dans la plupart des boqueteaux se trouvent des termitières, mais elles ne sont pas à leur origine, car dans les zones à *Lophira* il en existe beaucoup qui ne portent pas de végétation. Elles atteignent une grande taille sous les bosquets après que ceux-ci se soient formés, sans doute parce qu'ils fournissent une abondante nourriture ligneuse. Au Ghana, dans les plaines d'Accra, en climat plus sec et sur un sol dont la roche mère est un gneiss schisteux, abonden de nombreux bosquets contenant une termitière. Mais des études récentes (Okali *et al.*, 1973) n'ont pu établir si la termitière était antérieure ou postérieure au bosquet.

3. La forêt périodiquement inondée

Elle est représentée :

a — au nord de la route Ouidah-Cotonou, près d'Ahozon, sur le bord sud de la zone basse remplie d'eau toute l'année et à végétation à forbes diverses où dominent *Cyclosorus striatus*, *Cyrtosperma senegalense* et où se trouvent quelques arbres de forêts marécageuses (Paradis, 1975*a*) ;

b — au sud de la route, en bordure de la dépression Outobo, orientée est-ouest, remplie d'eau les années très pluvieuses de septembre à décembre.

En *a*, un îlot (fig. 1 C) faisant la transition avec la forêt dense semi-décidue comprend :

— quelques arbres de plus de 8 m : *Syzygium guineense* var. *littorale*, *Symphonia globulifera*, *Parinari robusta*, *Vitex doniana* ;

— des arbres de 4 à 8 m, avec les mêmes espèces et en plus : *Barteria nigritiana*, *Chrysobalanus ellipticus*, *Dialium guineense*, *Olax subscorpioidea*, *Manilkara obovata* ;

— des arbrisseaux et des lianes de 2 à 4 m : *Albizia zygia*, *Baissea zygodioides*, *Elaeis guineensis*, *Dalbergia setifera*, *Diospyros tricolor*, *Fagara zanthoxyloides*, *Landolphia owariensis*, *Lannea nigritana* var. *nigritana*, *Ochna membranacea*, *Sterculia tragacantha*, *Trema guineensis*, *Trichoscypha albiflora* ;

— de petits arbustes et de petites lianes, de 1 à 2 m : *Adenia lobata*, *Agelaea obliqua*, *Byrsocarpus coccineus*, *Canthium horizontale*, *Canthium setosum*, *Carpolobia lutea*, *Chassalia kolly*, *Cnestis ferruginea*, *Opilia celtidifolia*, *Psychotria* sp., *Raphiostylis beninensis*, *Rytigynia gracilipetiolata*, *Smilax kraussiana*, *Sorindeia warneckei*, *Tetracera alnifolia* ;

— des herbes basses : *Cissus glaucophylla*, *Diodia scandens*, *Pandiaka involucrata*, *Sansevieria liberica*, *Scleria racemosa*, *Secamone afzelii*, *Trigynia laxa*.

En *b*, réduite à un rideau d'arbres et d'arbustes, de part et d'autre de la dépression, la forêt périodiquement inondée comprend :

— une strate de plus de 8 m avec : *Symphonia globulifera*, *Syzygium guineense* var, *littorale* ;

— une strate de 4 à 8 m avec : *Anacardium occidentale*, *Anthocleista vogelii*, *Berlinia grandiflora*, *Cleistopholis patens*, *Chrysobalanus ellipticus*, *Elaeis guineensis*, *Memecylon blakeoides* ;

— un sous-bois avec de nombreuses espèces des boqueteaux mais où dominent *Tetracera alnifolia*, *Ixora brachypoda*, *Culcasia angolensis*, et avec de rares *Eremospatha macrocarpa*, et, non épiphytes, *Nephrolepis biserrata* et quelques *Phymatodes scolopendria*.

En plusieurs points, on rencontre *Mussaenda isertiana* et *Ficus congensis.*

Ce rideau d'arbres gagne sur les points hauts, occupés par les *Lophira*, grâce à *Chrysobalanus ellipticus* et *Syzygium guineense* et sur la dépression herbeuse par *C. ellipticus*, *T. alnifolia*, *M. isertiana*, *F. congensis* auxquels se mêlent *Clappertonia ficifolia* et *Dissotis segregata.* (La dépression a un substrat composé d'argile sur 40-60 cm et surmontant du sable blanc. Il est probable qu'elle correspond au comblement d'une lagune formée en arrière d'anciens cordons littoraux : il s'y observe quelques pieds dépérissant d'*Acrostichum aureum*, témoin d'un vieux milieu saumâtre. En période d'inondation, sa végétation est un groupement à *Oryza barthii*, *Fuirena umbellata*, *Rhynchospora cyperoides* et *Aeschynomene indica* ; alors, les habitants riverains y pratiquent la pêche. En saison sèche, le feu passe. Et en juin dominent *F. umbellata*, *R. cyperoides*, *Axonopus flexuosus* avec aussi *Eriosema psoraloides*, *Scleria racemosa*, *Alternanthera sessilis*, *Cyperus haspan*, *Hyptis lanceolata*, *Paspalum conjugatum*, *Panicum repens*, *Aniseia martinicensis*, *Pentodon pentandrus*, *Kyllinga erecta* var. *africana*...).

4. **Conclusion**

En résumé, il paraît probable qu'avant la récente intervention humaine des derniers siècles, les *Lophira* occupaient toute la partie non inondée des sables jaunes. Leur abattage a favorisé l'invasion de quelques espèces zoochores (*Barteria nigritiana*, *Parkia biglobosa*, *Vitex doniana*) qui, à leur tour, ont servi de relais et permis la formation de boqueteaux. Ceux-ci, par progression sur les endroits dénudés, se soudent et donnent une forêt basse (fig. 2). Depuis la mise en réserve (1947), cette évolution a continué, mais le feu, bien que non régulièrement annuel, avantage les *Lophira* et réduit l'extension des bosquets et de la forêt basse. Il en résulte actuellement un statu quo dans l'évolution des deux formations. Cependant, vu l'existence de *Lophira* intacts envahis par les bosquets, il est vraisemblable que si la pratique du feu cessait, les formations à *Lophira* seraient lentement remplacées par une autre végétation qui conduirait à la forêt dense semi-décidue et où, dans les bas-fonds, se mêleraient des espèces de forêt périodiquement inondée (*Chrysobalanus ellipticus*, *Symphonia globulifera*). Dans la réserve d'Ahozon se retrouve donc la progression forestière mise en évidence pour le Bénin à la périphérie de la forêt de la Lama (Paradis & Houngnon, 1977) et connue depuis déjà longtemps en Afrique occidentale (bibliographie dans Schnell, 1976 et 1977).

II. Les formations végétales du plateau de terre de barre au nord de Pahou

La terre de barre est considérée comme un sol ferrallitique par les pédologues (Volkoff & Willaime, 1976) et comme une formation géologique par les géologues (Houessou, 1974), ce qui nous semble le plus vraisemblable. Sa teneur en argile est très variable et dépend du degré de lessivage, lui-même en rapport avec la durée des cultures.

Les formations végétales des plateaux de terre de barre sont très diverses à cause de l'occupation humaine qui, on le sait, est ancienne (Aubréville, 1937 ; Mondjannagni,

1969 et 1977). Il y a de nombreuses palmeraies traditionnelles, des champs cultivés, quelques îlots de forêt dense semi-décidue, beaucoup de jachères (brousses secondaires) et quelques savanes apparemment incluses (fig. 1 B ; pl. I ; pl. II, 4). C'est la région au nord de Pahou, au voisinage de la voie ferrée, qui a fait l'objet de nos prospections à cause de l'abondance de ses îlots forestiers.

A. — Ilot de forêt dense semi-décidue, près d'Adjago

Cet îlot paraît en voie de reconstitution depuis une trentaine d'années. Sa litière a une épaisseur de 10 cm au-dessus d'un sol argilo-sableux. Il comprend peu d'arbres supérieurs à 16 m (*Antiaris africana*, *Ceiba pentandra*, *Celtis mildbraedi*, *Cola gigantea*). La strate la plus fournie est formée d'arbres de 8 à 16 m (*Celtis brownii*, *Chrysophyllum albidum*, *Trichilia prieureana*, *T. heudelotii*) avec une grande liane (*Combretum paniculatum*). De 4 à 8 m, les principales espèces sont : *Blighia sapida*, *Dalbergia afzeliana*, *Dichapetalum guineense*, *Dracaena arborea*, *Elaeis guineensis*, *Elaeophorbia drupifera*, *Fagara zanthoxyloides*, *Pavetta corymbosa*, *Pleiocarpa pycnantha*, *Rothmannia urcelliformis*, *Strychnos afzelii*. Le sous-bois comprend de 2 à 4 m : *Agelaea obliqua*, *Aidia genipiflora*, *Albizia glaberrima*, *A. zygia*, *Artabotrys velutinus*, *Baissea zygodioides*, *Canthium horizontale*, *Capparis erythrocarpos*, *Cola togoensis*, *Cremaspora triflora*, *Lecaniodiscus cupanioides*, *Leptoderris brachyptera*, *Newbouldia laevis*, *Ritchiea capparoides*, *Rothmannia longiflora*, *Sorindeia warneckei*, *Turraea heterophylla* ; et de 0,5 à 2 m : *Alafia barteri*, *Albizia adianthifolia*, *A. ferruginea*, *Calycobolus africanus*, *Anchomanes difformis*, *Chassalia kolly*, *Cissus rufescens*, *Clausena anisata*, *Cnestis ferruginea*, *Deinbollia pinnata*, *Dialium guineense*, *Diospyros ferrea*, *Landolphia owariensis*, *Macrosphyra longistyla*, *Mallotus oppositifolius*, *Neostachyanthus occidentalis*, *Phaulopsis falcisepala*, *Psychotria* sp., *Raphiostylis beninensis*, *Saba senegalensis*, *Tinospora bakis*, *Vangueria venosa*. Un petit nombre d'espèces ne dépassent pas 50 cm : *Carpolobia lutea*, *Cryptolepis sanguinolenta*, *Diospyros monbuttensis*, *Geophila obvallata*, *Malacantha alnifolia*, *Microglossa pyrifolia*, *Pupalia lappacea*, *Sansevieria liberica*, *Sterculia tragacantha*, *Triclisia subcordata*.

Cet îlot a donc une flore pauvre avec beaucoup d'espèces anthropophiles et nous n'y avons pas rencontré *Triplochiton scleroxylon*, qui est pourtant très abondant à l'est (près de Porto-Novo) et plus au nord (près d'Allada).

A côté de cette forêt, un défrichement montrait des repousses de moins de 1 m de : *Acridocarpus alternifolius*, *Adenia lobata*, *Alchornea cordifolia*, *Allophyllus africanus*. *A. spicatus*, *Ampelocissus leonensis*, *Annona senegalensis*, *Anthocleista nobilis*, *Asparagus warneckei*, *Baphia nitida*, *Blighia unijugata*, *Bridelia ferruginea*, *Byrsocarpus coccineus*, *Capparis corymbosa*, *C. thonningii*, *Chlorophora excelsa*, *Cissus populnea*, *Cordia vignei*, *Dalbergia lactea*, *Dialium guineense*, *Ehretia cymosa*, *Fagara zanthoxyloides*, *Flacourtia flavescens*, *Flabellaria paniculata*, *Harrisonia abyssinica*, *Holarrhena floribunda*, *Lannea nigritana* var. *nigritana*, *Mezoneuron benthamianum*, *Milletia thonningii*, *Morinda geminata*, *Opilia celtidifolia*, *Parquetina nigrescens*, *Paullinia pinnata*, *Phyllanthus discoideus*, *Premna hispida*, *P. quadrifida*, *Rauvolfia vomitoria*, *Rytigynia gracilipetiolata*, *Secamone afzelii*, *Securinega virosa*, *Smilax kraussiana*, *Spondias mombin*, *Tragia senegalensis*, *Uvaria chamae*, *Vitex*

doniana. Les seuls arbres non abattus étaient *Cola gigantea.* Comme dans les repousses il n'y a que deux espèces rencontrées dans la forêt voisine (*Dialium* et *Fagara*), ce défrichement a dû s'effectuer sur une ancienne jachère.

B. — Savane à *Lophira lanceolata*

Au nord de Pahou (5 de la fig. 1 B et pl. I, 2), existe une petite station avec plus de 130 pieds de *Lophira.* Leur hauteur moyenne est de 10 à 12 m et leur régénération est bonne (fig. 3 C). Au sol s'observent quelques plantules et de nombreuses repousses sur les pieds coupés. Mêlés aux *Lophira,* se rencontrent quelques *Parkia* et des *Lannea kerstingii* de grande taille, le reste de la flore, très bas, comprenant :

— de 0,5 à 2 m : *Albizia adianthifolia, A. zygia, Annona senegalensis, Asparagus warneckei, Bridelia ferruginea, Carissa edulis, Dichrostachys glomerata, Eclipta prostrata, Eriosema glomerata, Fagara zanthoxyloides, Ficus capensis, Lannea kerstingii, Polycarpea linearifolia, Pandiaka involucrata, Rauvolfia vomitoria, Sorindeia warneckei, Triclisia subcordata, Uvaria chamae.*

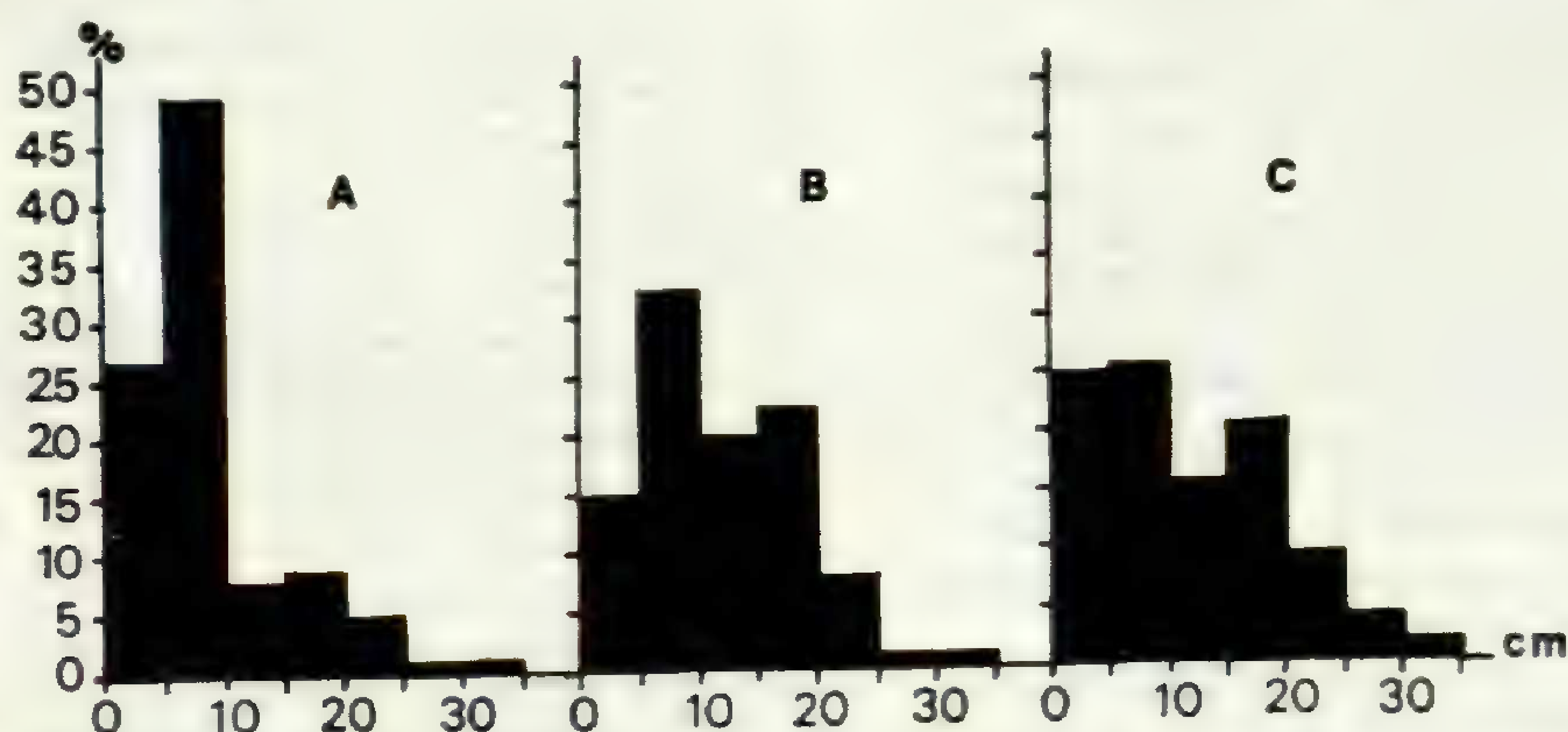


Fig. 3. — Histogrammes des diamètres à hauteur d'homme des *Lophira lanceolata* de trois stations : A, sur sable jaune de la réserve d'Ahozon, près de la voie ferrée ; B, dans la réserve d'Ahozon, plus à l'intérieur ; C, sur la terre de barre au nord de Pahou (station 5 de la figure 1 B).
Dans ces trois cas, l'abondance des faibles diamètres indique une bonne régénération.

— de moins de 0,5 m : *Borreria octodon, Byrsocarpus coccineus, Cassia mimosoides, Chassalia kolly, Commelina diffusa, Clausena anisata, Clerodendrum capitatum, Desmodium hirtum, Fimbristylis exilis, Flacourtia flavescens, Ipomoea involucrata, Indigofera* sp., *Jasminum dichotomum, Kyllinga erecta, Mariscus umbellatus, Merremia tridentata, Oldenlandia affinis, Opilia celtidifolia, Phyllanthus amarus, Psorospermum glaberrimum, Rytigynia gracilipetiolata, Vigna filicaulis, Vitex doniana, Vernonia cinerea, Waltheria indica.*

Comme sur le sable jaune, des feux de saison sèche entretiennent cette savane. Ailleurs (4, 6 de la fig. 1 B ; fig. 2), nous avons trouvé d'autres petites stations à *Lophira.* Toutes, ainsi que des savanes herbeuses à Andropogonées (S de la fig. 1 B), paraissent incluses dans ce qui devait être une forêt dense semi-décidue, dont il ne subsiste aujourd'hui que quelques îlots.

C. — Fourré
(Pl. I, 2 ; pl. II, 4)

Entre ces îlots et la station à *Lophira* précédemment décrite s'étend, au milieu des champs, un fourré formé de nombreux boqueteaux discontinus et plus ou moins étendus. Sa hauteur va de 4 à 8 m, les plus grands arbres étant : *Bridelia ferruginea, Fagara zanthoxyloides, Malacantha alnifolia, Phyllanthus discoideus* et *Vitex doniana*. Le tableau II, qui résume sa composition floristique, montre un mélange d'espèces de la savane à *Lophira*, d'espèces de la zone défrichée et d'espèces de la forêt. Il est vraisemblable de supposer que

Tableau II. — Espèces du fourré sur la terre de barre. (Les espèces rencontrées aussi dans la forêt d'Adjago (F), dans la partie défrichée (D) et dans la savane à *Lophira* voisine (S) sont précédées d'un point.)

F	D	S	
	•		Adenia lobata
•			Agelaea obliqua
•		•	Albizia adianthifolia
•		•	Albizia zygia
	•		Alchornea cordifolia
	•		Allophyllus africanus
	•		Allophyllus spicatus
	•	•	Annona senegalensis
•			Antiaris africana
	•		Anthocleista nobilis
	•	•	Asparagus warneckei
•			Blighia sapida
			Borassus aethiopum
	•	•	Bridelia ferruginea
	•	•	Byrsocarpus coccineus
		•	Carissa edulis
			Cassytha filiformis
•		•	Chassalia kolly
•		•	Clausena anisata
		•	Clerodendrum capitatum
			Clerodendrum paniculatum
•			Cnestis ferruginea
•			Cremaspora triflora
			Dalbergia rufa
•	•		Dialium guineense
•			Dichapetalum guineense
			Dioscorea smilacifolia
		•	Dicrostachys glomerata
			Ekebergia senegalensis
	•		Ehretia cymosa
•			Elaeis guineensis
•	•	•	Fagara zanthoxyloides
		•	Ficus capensis
			Ficus exasperata
			Ficus ovata
	•	•	Flacourtia flavescens
	•		Harrisonia abyssinica
	•		Holarrhena floribunda
			Hoslundia opposita
			Ipomoea mauritiana
		•	Lannea kerstingii
•			Lecaniodiscus cupanioides
			Leptoderris cyclocarpa
•			Macrosphyra longistyla
•			Malacantha alnifolia
•			Mallotus oppositifolius
			Maytenus ovatus
	•		Milletia thonningii
	•		Morinda geminata
			Olax gambecola
			Olax subscorpioidea
	•	•	Opilia celtidifolia
			Pancovia turbinata
		•	Parkia biglobosa
			Parquetina nigrescens
•			Pavetta corymbosa
	•		Phyllanthus discoideus
	•		Premna quadrifida
			Psorospermum glaberrimum
			Psychotria vogeliana
•			Rhaphiostylis beninensis
	•		Rauvolfia vomitoria
•			Ritchiea capparoides
			Salacia pallescens
•			Sansevieria liberica
			Secamone afzelii
	•		Securinega virosa
•		•	Sorindeia warneckei
•			Sterculia tragacantha
			Tacca leontopetaloides
			Tetracera alnifolia
•		•	Triclisia subcordata
			Trichoscypha albiflora
			Triumfetta rhomboidea
			Usteria guineensis
	•	•	Uvaria chamae
			Vernonia colorata
	•	•	Vitex doniana

comme pour la réserve d'Ahozon ce fourré, vu le grand nombre de bosquets, est un stade de reforestation sur l'emplacement d'anciennes savanes. Les témoins de celles-ci sont les quelques *Lophira* déjà décrits et d'autres espèces de savanes trouvées sur la terre de barre : *Crossopteryx febrifuga* (assez nombreux 500 m au sud de la station à *Lophira* du point 5 de la fig. 1 B), *Borassus aethiopum* (abondants au sud des plateaux de terre de barre) et *Gardenia ternifolia* rencontré çà et là.

D. — Conclusion

Sur la partie sud des plateaux de terre de barre, l'existence côte à côte de forêts denses semi-décidues, de fourrés et de savanes confirme les vues de White (1976) sur la difficile compréhension de l'inter-relation climat — végétation et sur la nécessité d'une cartographie basée sur les formations végétales sans idées préconçues. On voit aussi qu'il est hasardeux, dans cette région, d'appliquer le concept de monoclimax climatique (qui serait la forêt dense semi-décidue, Adjanohoun, 1968). Il y a vraiment une mosaïque de formations végétales sur laquelle l'Homme est intervenu.

Conclusions générales

A l'exception de quelques pieds plantés vers 1940 à la station forestière de Sémé, le Bénin n'a pas de *Lophira alata* sur son littoral, à la différence de pays plus humides : Côte d'Ivoire, Nigéria, Cameroun (où ils furent étudiés par Letouzey, 1960 et 1968). Pour cela, nous ne pourrons aborder le problème de la vicariance entre les deux espèces.

L'extension aussi méridionale des *L. lanceolata*, à 6° 20′ de latitude n'est pas en soi étonnante, car en Côte d'Ivoire leur limite sud est presque à la même latitude dans le sud du V baoulé (carte *in* Aubréville, 1950, et renseignement oral de L. Aké Assi), et au Bénin, la pluviométrie de 1 100 à 1 400 mm, avec une grande saison sèche de novembre à mars, concorde avec leurs besoins physiologiques.

Mais ici, le point surprenant est l'absence de *Lophira* entre les stations méridionales décrites précédemment et le sud de la zone des savanes en contenant. Ces dernières se trouvent sur les cuirasses latéritiques des environs de Kétou, Zagnanado et sur le socle (nord d'Abomey et d'Aplahoué) où les sols ferrugineux les favorisent, à l'inverse de ceux formés sur les couches géologiques du bassin sédimentaire, plus favorables aux forêts. Dans le bassin sédimentaire, les savanes anthropiques du pourtour de la forêt de la Lama et des vallées du Couffo et de l'Ouémé n'ont pas *L. lanceolata* (Paradis, 1975*b* ; Paradis & Houngnon, 1977).

L'absence de cette espèce sur une distance de 80 km environ pose la question de l'origine des stations à *Lophira* du sud Bénin. Il paraît peu probable qu'elles correspondent à une extension de fraîche date sur les défrichements de la forêt semi-décidue. En effet, aujourd'hui, bien que l'on voit d'actives repousses de *Lophira* à partir des racines, on n'observe aucun envahissement par leurs fruits des champs nouvellement abandonnés. S'il s'agissait de savanes anthropiques récentes, il y aurait toute une série de stations échelon-

nées depuis le socle jusqu'au sable jaune, car la distance franchie par les fruits depuis un pied-mère est faible. *L'origine relictuelle de ces stations méridionales nous semble donc plus probable.*

On sait qu'au Quaternaire, en Afrique intertropicale, il y eut, en rapport avec les époques glaciaires et interglaciaires, des épisodes secs alternant avec des épisodes humides. Cela entraîna des contractions et des extensions de la forêt dense (Aubréville, 1962, 1964 ; Guillaumet, 1967 ; Schnell, 1976). On a vu que sur la terre de barre les diverses savanes paraissent incluses dans ce qui devait être jadis l'aire de la forêt dense semi-décidue (fig. 1 B). Comme les îlots de celle-ci sont proches des dépressions, il est logique de supposer que, lors des épisodes secs, dans le sud du plateau d'Allada les parties hautes (à nappe phréatique d'accès peu facile et plus exposées à l'harmattan) étaient recouvertes de forêts claires (ultérieurement transformées en savanes) tandis que les forêts denses semi-décidues s'étendaient le long des flancs des dépressions. Au cours des épisodes humides, les forêts denses ont dû envahir presque tout le plateau et actuellement il ne subsiste plus que quelques témoins de ces forêts claires. (Une nuance à cette hypothèse est de penser que la localisation de la forêt semi-décidue près des vallées n'est pas le signe de son refuge mais uniquement de son expansion récente, en forêt-galerie, depuis la forêt du sud-ouest Nigéria, qui aurait été le refuge principal après une forte contraction forestière). L'importante densité et l'ancienneté du peuplement humain ne sont pas des objections à cette hypothèse relictuelle des *L. lanceolata*, car l'Homme a généralement préféré les couvertures végétales claires pour installer ses cultures (Leneuf & Aubert, 1956) et a volontiers caché ses villages dans les îlots forestiers (Aubréville, 1937).

Pour l'instant il n'est pas possible de se prononcer sur l'âge de l'épisode sec qui a permis la mise en place des *Lophira*, *Crossopteryx* et autres espèces savanicoles dans le Sud Bénin. D'après la datation du charbon de 800 av. J.-C. (cf. p. 40), la partie supérieure des sables jaunes se révèle récente : leurs *Lophira* ne s'y sont donc pas fixés très anciennement. (Mais il est évident que si, malgré la datation et l'abondance des poteries, ces sables s'avéraient dater vraiment de l'Ogolien, c'est-à-dire de 20 000 BP, une installation contemporaine du dernier grand Interpluvial serait alors fort probable [1]). Des arguments palynologiques ont été avancés (Livingstone, 1975) pour supposer, en Afrique occidentale, un petit épisode sec vers 3 000 à 2 000 BP : à ce moment les *Lophira* ont pu coloniser le sable jaune. Leurs semences devaient provenir des arbres occupant la terre de barre voisine.

Le problème essentiel sera donc de chercher l'âge de l'établissement des *L. lanceolata* sur celle-ci. La solution proviendra, pensons-nous, de l'étude palynologique de forages à entreprendre dans les dépressions parallèles à la côte, les grandes vallées (du Mono et de l'Ouémé) et les lacs (comme le lac Aziri), la détermination spécifique et la datation des charbons des sols complétant ces données .

1. Mais l'absence de *Lophira* à l'est de Cotonou, sur le sable jaune face à Porto-Novo, se comprend mal dans le cas d'une mise en place aussi ancienne que 20 000 BP.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADJANOHOUN, E., 1968. — Le Dahomey. *In* : Conservation of Vegetation in Africa South of the Sahara. Symp. AETFAT. *Acta phytogeogr. Suec.*, **54** : 86-91.

AUBRÉVILLE, A., 1937. — Les forêts du Dahomey et du Togo. *Bull. Com. Étud. hist. scient. Afr. occid. fr.*, **20** (1-2) : 1-112.

— 1950. — Flore forestière soudano-guinéenne. Soc. Édit. Géog. Maritim. et Col., Paris : 524 p.

— 1962. — Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, **2** (1) : 16-84.

— 1964. — La théorie astronomique de E. Bernard sur le balancement de l'équateur calorifique et ses conséquences sur les déplacements de la forêt équatoriale africaine. *Adansonia*, **4** (2) : 216-227.

— 1965. — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, **5** (2) : 153-196.

— 1966. — Les lisières forêt-savane des régions tropicales. *Adansonia*, **6** (2) : 175-187.

DESCOINGS, B., 1971. — Méthode de description des formations herbeuses intertropicales par la structure de la végétation. *Candollea*, **26**, 2 : 223-257.

GERMAIN, P., 1975. — Contribution à la connaissance du Quaternaire récent du littoral dahoméen. *Ass. sénégal. Étud. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, Sénégal, **44-45** : 33-45.

GUILCHER, A., 1959. — La région côtière du Bas-Dahomey occidental. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, sér. B, **21** (3-4) : 357-424.

GUILLAUMET, J.-L., 1967. — Recherches sur la végétation et la flore du Bas Cavally. *Mém. ORSTOM*, nº 20 : 247 p.

HALLÉ, N., 1962. — Monographie des Hippocratéacées d'Afrique occidentale. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, nº 64 : 245 p.

HOUESSOU, A., 1974. — Étude de formations détritiques de l'ouest du bassin sédimentaire côtier du Dahomey. Thèse 3e cycle, Lille : 138 p.

HUTCHINSON, J., J.-M. DALZIEL, R. W. J. KEAY, and F. N. HEPPER, 1954-1972. — Flora of West Tropical Africa, 2e ed., 3 vol.

JANZEN D. H., G. A. MILLER, J. HACKFORTH-JONES, C. M. POND, K. HOOPER and D. P. JANOS, 1976. — Two costa rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*, **57** : 1068-1075.

LENEUF, N., & G. AUBERT, 1956. — Sur l'origine des savanes de la basse Côte-d'Ivoire. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **243** : 859-860.

LETOUZEY, R., 1960. — La forêt à *Lophira alata* Banks du littoral camerounais. Hypothèses sur ses origines possibles. *Bull. Inst. Étud. Centrafr.*, **19-20** : 211-240.

— 1968. — Étude phytogéographique du Cameroun. Lechevalier éd., Paris : 508 p.

LIVINGSTONE, D. A., 1975. — Late Quaternary Climatic Change in Africa. 4. *Rev. Ecol. Systematics* **6** : 249-280.

MACKWORTH-PRAED, C. W., & Captain C. H. B. GRANT, 1970. — Birds of West Central and Western Africa. Longman, 2 vol. : 671 et 818 p.

MONDJANNAGNI, A., 1969. — Contribution à l'étude des paysages végétaux du Bas-Dahomey. *Annls Univ. Abidjan*, G., **1** (2) : 191 p.

— 1977. — Campagnes et villes du Sud de la République Populaire du Bénin. Mouton, Paris : 615 p.

Okali, D. U. U., J. B. Hall, and G. W. Lawson, 1973. — Root distribution under a thicket clump on the Accra Plains, Ghana : its relevance to clump localization and water relations. *J. Ecol.*, **61** (2) : 439-454.

Paradis, G., 1975*a*. — Observations sur les forêts marécageuses du Bas-Dahomey : localisation, principaux types, évolution au cours du Quaternaire récent. *Annls Univ. Abidjan*, E., **8** (1) : 281-315.

— 1975*b*. — Physionomie, composition floristique et dynamisme des formations végétales d'une partie de la basse vallée de l'Ouémé (Dahomey). *Annls Univ. Abidjan*, C., **11** : 65-101.

— 1977. — Observations sur l'Holocène récent du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey). *Ass. sénégal. Étud. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, Sénégal, **51** : 49-73.

Paradis, G., & P. Houngnon, 1977. — La végétation de l'aire classée de la Lama dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n° 503, Botanique 34 : 169-198.

Schnell, R., 1976. — Introduction à la phytogéographie des pays intertropicaux. 3. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Gauthier-Villars, Paris : 470 p.

— 1977. — *Id.* 4. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Gauthier-Villars, Paris : 378 p.

Tastet, J. P., 1975. — Les formations sédimentaires quaternaires à actuelles du littoral du Dahomey. *Ass. sénégal. Étud. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, Sénégal, **46** : 21-44.

Volkoff, B., 1965. — Les sols de la zone littorale du Dahomey. Étude préliminaire. Notice explicative de la carte pédologique de reconnaissance au 1/50 000 Ouidah et Porto-Novo. ORSTOM, Cotonou : 23 p.

— 1976. — Carte pédologique de reconnaissance à 1/200 000. Porto-Novo. ORSTOM, Paris.

Volkoff, B., & P. Willaime, 1976. — Notice explicative n° 66. Carte pédologique de reconnaissance de la République Populaire du Bénin à 1/200 000. Feuille de Porto-Novo (1). ORSTOM, Paris : 39 p.

Vuattoux, R., 1970. — Observations sur l'évolution des strates arborées et arbustives dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Annls Univ. Abidjan*, E., **3** : 285-316.

White, F., 1976. — The vegetation map of Africa. The history of a completed project. *Boissiera*, **24** : 659-666.

Manuscrit déposé le 15 mai 1978.

PLANCHE I

Ph. 1 : Petit îlot de la forêt dense semi-décidue partiellement défrichée et abritant un village. Au loin, savanes herbeuses (S) avec des bosquets. (Sur la terre de barre.)

Ph. 2 : *Lophira lanceolata* (L), correspondant à la station 5 de la fig. 1B, entourés du fourré (F) et de nombreux bosquets (B). (Sur la terre de barre.)





PLANCHE I

PLANCHE II

Ph. 3 : Dépression marécageuse au nord de Pahou, avec des îlots de forêt dense (F) à proximité.
Ph. 4 : Aspect du sud des plateaux de terre de barre près des dépressions : savanes herbeuses (S), bosquets (B) et végétation forestière (F) récemment défrichée au bord.





PLANCHE II